Ueber die Natur

und

das Vorkommen

der

Spaltöffnungen bei den Pflanzen.

Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde,

vorgelegt

der philosophischen Fakultät

der

Grossherzoglichen Landesuniversität

zu

ROSTOCK

von

Otto Wendt

aus Burgsteinfurt.

1873.

Steinfurt, H. Winter'sche Buchdruckerei.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553624_0197

Die Spaltenöffnungen oder stomata, nach einer Notiz bei Rudolphi (Anatomie der Pflz. pg. 62) entdeckt von dem Engländer Grew, nicht, wie Unger, (Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse 1857), wahrscheinlich nach Sprengel angiebt, von dem Freiherrn von Gleichen, — dieser beobachtete sie nur bei Farnkräutern und hielt sie für männliche Geschlechtsorgane, — sind mikroskopische, spaltenförmige Oeffnungen in der Oberhaut, namentlich der grünen Theile höherer Pflanzen von den Gefässkryptogamen an aufwärts.

Ihre Grösse ist bei den verschiedenen Pflanzen sehr verschieden, immer aber ausserordentlich gering. So beträgt z. B. der Durchmesser der Oeffnung bei Himanthoglossum hircinum, einer süddeutschen Orchidee, deren stomata zu den grössten gehören, nach Czech, (Ueber die Respirationsorgane der Pflanzen Düsseld. 1864) nur 0,035 mm. Die Fläche der Oeffnung beträgt nach Ungers Messungen bei Agapanthus umbellatus 0,0000466 $[]^{111}$ Wiener Mass, oder, wenn 1 $[]^{111}$ W. M. gleich 4,82 []mm. 0,0002246 []mm. bei Ajuga genevensis beträgt sie nach demselben nur 0,0000027 $[]^{111}$ oder 0,0000130 [] mm.

Bei dieser geringen Grösse ist es nicht wunderbar, dass über ihren anatomischen Bau Genaueres erst spät mit der Vervollkommnung der optischen Hilfsmittel bekannt wurde. Hugo von Mohl berichtigte bei Gelegenheit seiner Arbeit „Welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengung der Spaltöffnungen", veröffentlicht in der botanischen Zeitung von 1856, Stück 40 und 41 die zum Theil noch irrigen Ansichten darüber vollständig.

Betrachtet man bei geringer Vergrösserung die abgezogene Epidermis eines geeigneten Blattes, z. B. von Lilium, Orchis oder dgl. unter dem Mikroskop, so sieht man, dass die in derselben zerstreuten Spaltöffnungen, wie auch schon den ältesten Beobachtern bekannt war, nicht blosse Lücken zwischen den Zellen der Epidermis sind, (solche finden sich auch bei einigen niederen Chryptogamen), sondern dass sie, wie Rudolphi l. c. pg. 65 sagt, „eine deutliche Einfassung haben von einer gewissen Breite und gewöhnlich ovalem oder rundlichem Umfang. Bei genauerer Betrachtung und stärkerer Vergrösserung

lösst sich diese Einfassung auf in zwei längliche, mehr oder weniger halbmondförmig gekrümmte Zellen, denen man aus Gründen, die nach dem später Anzuführenden von selbst einleuchten werden, den Namen Porenzellen oder „Schliesszellen“ gegeben hat. Diese halbmondförmigen Schliess- oder Porenzellen, stets bedeutend kleiner als die Zellen der Epidermis, sind an ihren convexen Aussenseiten mit den umliegenden Epidermiszellen, an den Enden ihrer concaven Innenseiten mit einander verwachsen und lassen nur in ihrem mittleren Theile zwischen sich einen Spalt, den porus der Spaltöffnung. Wie sie in Gestalt und Grösse von den Epidermiszellen abweichen, zu denen sie ihrer Lage und der Entwicklungsgeschichte nach gehören, so unterscheiden sie sich auch von ihnen wesentlich durch ihren Inhalt, der mehr dem der Parenchymzellen gleicht, und in welchem meist Chlorophyll- und Stärkekörner zu erkennen sind, während die Epidermiszellen nur einen farblosen oder gefärbten wässerigen Saft enthalten, (Schleiden, Grundzüge der wissenschaftlichen Bot. 2. Aufl. 1, pg. 261. Lpz. 1845) oder auch Luft. Bei Aloë nigricans enshält ausnahmsweise nach eben demselben nur eine der beiden Schliesszellen Chlorophyll, die andere, wie ein Theil der Epidermiszellen ein grosses hellgelbes Harzkörnchen, und ebenso ist der bald zu erwähnende Kanal über der eigentlichen Spaltöffnung, die Vertiefung, die zu ihr führt, mit organgefarbenen Harzkörnern erfüllt.

Ein Querschnitt durch die Spaltöffnung senkrecht zu ihrer Längsaxe geführt, zeigt, dass die Wandung der Schliesszellen, was für spätere Betrachtungen von grosser Wichtigkeit ist, an den verschiedenen Stellen eine sehr verschiedene Dicke hat.

Im gewöhnlichsten und einfachsten Falle, den man z. B. auch bei Orchis und Lilium beobachtet, ist die an die Epidermiszellen und die ihr gegenüberliegende, an den porus gränzende Wand am wenigsten, die obere und untere Wand dagegen stark verdickt und nach Mohl cuticularisirt.

Abweichungen hiervon finden sich bei denjenigen Pflanzen, deren stomata tief in die Epidermis eingesenkt sind, so sehr schön bei Cycas revoluta, die Strassburger (ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen“ in Jahrb. f. wissensch. Bot. V, XLI Fig. 143) abbildet, wo nur die obere Wand stark verdickt ist. Auf der verdickten oberen und unteren Wandung jeder der beiden Schliesszellen ist ein schmales Häutchen unter einem meist sehr kleinen Winkel gegen die Horizontalebene aufgesetzt. Diese Häutchen gehen an den Stellen, wo die beiden Porenzellen selbst mit einander verwachsen sind, ebenfalls in einander vollständig über und lassen nur in ihrem mittleren Theile zwischen sich einen länglichen Spalt, die Vorhofsspalte, die je nach der bei verschiedenen Pflanzen verschiedenen Breite der Häutchen entweder weiter, oder enger als der eigentliche Porus ist, und in deren Grunde man bei etwas tieferer Einstellung den letzteren erblickt.

Sie bilden gewissermassen den Mantel eines abgestumpften flachen Kegels, der über die Spaltöffnung gestülpt ist, aber eines Kegels, dessen Basis nicht ein Kreis, sondern mehr oder weniger in die Länge gezogen, eliptisch ist. Dieser Kegelmantel grenzt nach Aussen gegen die atmosphärische Luft einen Luftraum ab, den „Vorhof", der in den porus einerseits direkt trichterförmig übergeht, mit der Atmosphäre andererseits durch die „Vorhofsspalte" communicirt.

Ganz dieselbe Bildung beobachtet man auch, wiewohl oft weniger bestimmt ausgebildet, auf der entgegengesetzten Seite des Spaltöffnungsapparates. Wir finden dort ebenfalls, dass sich der porus in einen Luftraum erweitert, den „Hinterhof", welcher durch eine „Hinterhofsspalte" mit dem Innern der Pflanze communicirt. Letztere führt zu einer unter dem gesammten Spaltöffnungsapparate befindlichen mit Luft erfüllten Lücke im Parenchym, der „Athmungshöhle", in die mehrere Intercellulargänge münden, oder sie führt wenigstens in einen Intercellulargang, der mit einer weiteren Höhle in Verbindung steht, wie es nach Schleiden Grdz. 2. Aufl. 1. Th. 1845 pg. 263 bei Nymphaea der Fall ist.

Ich erwähnte bereits, dass die Wandung der Schliesszellen namentlich in ihrem nach oben und nach unten gekehrten Theile gewöhnlich stark verdickt und cuticularisirt ist. Dasselbe gilt in vielen Fällen auch für die Häutchen, welche den Vorhof und den Hinterhof begrenzen, so namentlich nach v. Mohl bei Clivia nobilis, wo nach diesem Autor die Cuticularschichten so entwickelt sind, dass man sie auch ohne Anwendung chemischer Reagentien auf Querschnitten von der Cellulosemembram scharf abgegrenzt sieht. Sehr stark sind die Cuticularschichten auch bei Ficus elastica, Strassb. pg. 301. In andern Fällen sind diese Häutchen aber nur dünn und wirklich hautartig, wie dies nach Mohl bei Orchis latifolia und Lilium candidum der Fall ist. (Eben so ist es auch bei Lil. bulbif.) Immer aber sind sie mit einer dünnen Cuticula überzogen, die sich nach Schacht über das ganze Gebilde erstreckt und auch die Wände der Athmungshöhle, die ja gewissermassen auch einen Theil der Pflanzenoberfläche bilden, — überzieht. Bisweilen auch sind die Häutchen und mit ihnen auch der Vorhof nur angedeutet vorhanden, so nach Unger (Beiträge XXV Bd. der Sitzgsber. 1857. Hft 2. Fig. 7. bei Iris pallida, und es ist in diesen Fällen dann der Hinterhof, der nicht nur nie ausgebildeter, sondern meist unvollkommener als der Vorhof ist, gar nicht da, oder richtiger nicht gegen die Athmungshöhle abgegrenzt, sondern der porus erweitert sich direkt trichterförmig zur Athmungshöhle. Auch dieses ist bei Iris pallida zu beobachten. (Iris Psendacorus, Gladiolus communis zeigen dies, wiewohl weniger ausgeprägt ebenfalls.)

Wenn, wie ich vermuthe, Vorhof und Hinterhof mit den sie bildenden Membranen den Zweck haben, zum Schutze

der zarteren Theile des Spaltöffnungsapparates und des Pflanzeninneren zu dienen, so scheint in diesen Fällen ein solcher Schutz nicht so nöthig zu sein, wie in anderen. Und in der That finde ich in dem angeführten Beispiele bei Iris pallida und auch bei Amaryllis aulica einige eigenthümliche Verhältnisse, die einen Schutz gegen Wasser, welches durch capillare Verstopfung die Funktionen der Spaltöffnungen stören könnte, sowie auch gegen Temperatureinflüsse durch eine Vorhofsspalte entbehrlich erscheinen lassen.

Einmal nämlich überzieht eine Wachsschicht sowohl die Epidermiszellen, wie auch die Porenzellen, die die Benetzung die erste Bedingung für die Möglichkeit einer Capillarattraktion verhindert.

Dann aber ist auch in diesen und wahrscheinlich auch in ähnlichen Fällen ein Schutz gegen Temperatureinflüsse, wie er durch die, wenn auch dünne innerhalb des Vorhofes eingeschlossene Luftschicht ausgeübt werden muss, deshalb nicht so nöthig, weil hier die Spaltöffnungen unterhalb der Epidermisoberfläche liegen, in einer engen Vertiefung, in der, wie ich glaube, die Lufttheilchen durch Adhäsion genügend festgehalten werden, um den nachtheiligen Einfluss schneller Temperaturveränderungen auf die Pflanze zu verringern.

Noch ist über die Stellungsverhältnisse des ganzen Spaltöffnungsapparates zu den unmittelbar benachbarten Epidermiszellen Einiges zu sagen.

In einer Reihe von Fällen, so beispielsweise bei Orchis, liegt, wie sich am besten aus dem Querschnitte ergiebt, der Spaltöffnungsapparat ungefähr in derselben Ebene mit den Epidermiszellen, in einigen wenigen scheint er etwas darüber hervorzuragen, Lilium candidum nach Ungers Abbildung, Sambucus nigra, — Strassb. — l. c. Taf. XXXVI, Fig. 24, Aneimia villosa XXXVII, 51, Aneimia fraxinifolia XXXVIII, 57, Thymus serpyllum XXXVIII, 62.), doch ist dieses Hervorragen unbedeutend. In anderen Fällen aber, und deren giebt es sehr viele, liegt er unterhalb der Epidermisoberfläche, und es führt eine Vertiefung zu ihm, wie ich bei Iris pallida es bereits erwähnte, und wie es ferner bei Asphodelus und Amaryllis, die Unger l. c. accildet, und anderen der Fall ist. Auf diese Vertiefung wendet Czech auch die Benennung Vorhof an, doch meine ich, ist dies keineswegs im Sinne v. Mohls, namentlich, da es auch Fälle giebt, wo ausser dieser Vertiefung noch ein eigentlicher Vorhof vorhanden ist, so, wenn auch nicht recht ausgebildet, nach Mohls Zeichnung bei Amaryllis formosissima, ferner sehr schön bei Aloë nigricans Strassburger l. c. XL, 114, Aloë soccotrina XL, 115.

Diese Grube ist begrenzt seitlich von den benachbarten Epidermiszellen und nach unten von den oberen Wandungen der Porenzellen und des Vorhofes, wenn ein solcher vorhanden ist. Wo eine derartige Vertiefung zu der Spaltöffnung

fährt, sind die Schliesszellen stets mehr oder weniger in seitliche Einbuchtungen der benachbarten Epidermiszellen aufgenommen, wobei diese selbst häufig in Folge nachträglichen Wachsthums mehr oder weniger über die allgemeine Oberfläche des Pflanzentheiles hervorragen, so um die Spaltöffnung einen Wall bildend, — (Cycas, Proteaceen nach Mohl), der bisweilen stark verengt, fast verschlossen ist, (Dasylirion graminifolium, nach Czech abgebildet bei Schacht, Lehrb. Taf. 4). Stomata mit Wall finden sich ferner nach Hildebrandt, bot. Zeitg. 1860, bei vielen Coniferen, z. B. Thuja plicata, Taxus baccata u. s. w., und nach Strassburger bei Salisburia adiantifolia XLI, 142.

Die Entwickelung der Spaltöffnungen geht meist im jugendlichen Zustande der betreffenden Organe vor sich, so nach Czech bei den Grasblättern, wenn sie noch ganz eingerollt, bei denen von Amaryllis, während sie noch in der Zwiebel sind, bei Früchten und Samen schon am Fruchtknoten und innerhalb der ganz unreifen Frucht. Sie erreichen früh ihre volle Entwicklung, und es ist ein späteres Wachsthum kaum zu bemerken. So fand sie Czech auf einem jungen Blatte von Citrus Aurantium von 12 mm. Länge von derselben Grösse, wie auf einem alten, mehrjährigen, was ich ebenfalls bei Gladiolus communis beobachtete, von welcher Pflanze ich ein noch völlig eingeschlossenes, farbloses und ein ausgewachsenes Blatt untersuchte. Wohl aber wachsen die benachbarten Epidermiszellen später noch, und erst durch dieses nachträgliche Wachsthum werden ,wenn es überhaupt geschieht, die Porenzellen in sie zum Theil aufgenommen. Auch entwickelt sich sei vielen Pflanzen ein Theil der Stomata erst später im Vegetationsverlaufe, wie man nach Czech daraus sieht, dass trotz des durch das Wachsthum bewirkten Auseinanderrückens derselben an ausgewachsenen Blättern gewisser Pflanzen auf gleicher Fläche eben so viel oder mehr Stomata vorhanden sind, als auf jungen. So beobachtete Czech auf einem halberwachsenen Blatte von Rhododendron ponticum 140, auf einem alten mehrjährigen 385 Stomata pro [] mm. Auch auf einem anscheinend ausgewachsenen Blatte von Adoxa moschatelina konnte ich um Mitte Juni d. J. noch die Anlage einzelner neuen Stomata beobachten.

Die Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen ist verfolgt worden früher an den Blättern verschiedener Liliaceen und von Narcissus, in neuerer Zeit von Pfitzer an Gräsern, Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. VII), und am vollständigsten von Strassburger an Pflanzen der verschiedensten Familien.

Nach Schacht und Unger, — denn der Letztere scheint nach seinen Grundlin. der Anat. u Physiol. der Pflanzen, 1860, seine von Czech citirte, früher abweichende Angabe, die ich auch bei Schleiden, Grundzüge 2. Aufl. pg. 263. finde,

dass sie aus einer Parenchymzelle entständen, die sich zwischen die Epidermiszellen hineindrängte, zurückgenommen zu haben, — theilt sich eine der Epidermiszellen in gewöhnlicher Weise, d. h. indem zuerst Theilung des Zellkernes, dann des Protoplasmas und Einfaltung des Primordialschlauches stattfindet, durch eine Scheidewand, mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche, und die neuentstandenen Zellen weichen, nachdem die Mutterzellhaut resorbirt ist, allmählig in der Mitte auseinander, so den Porus bildend. Gleichzeitig damit findet durch Auseinanderweichen der darunter liegenden Parenchymzellen die Bildung der Athmungshöhle statt.

Eine hiervon abweichende Angabe über die Entwicklungsgeschichte der Stomata finde ich bei Seubert in dessen Lehrbuche der gesammten Pflanzenkunde 4. Aufl. pg. 128. Derselbe giebt an und bildet es Fig. 436 auch ab, dass eine der Epidermiszellen eine Dreitheilung erlitte durch 2 parallele, zur Blattfläche senkrechte Scheidewände. Von den drei entstandenen Tochterzellen bildeten sich dann die beiden äusseren zu den Schliesszellen aus, während die mittlere nach oben und unten zerrisse. Eine Notiz in demselben Werke pg. 200, dass sich die Spaltöffnungen „durch das Auseinanderweichen zweier aus der Theilung einer Mutterzelle entstehenden Tochterzellen“ bildeten, stimmt damit gar nicht überein. Die erstere der beiden Angaben stammt nach Strassburger l. c. pg. 100 von Karsten und wurde auch von Sorauer adoptirt.

Genau untersucht und wohl nach allen Richtungen hin zum Abschluss gebracht ist also, wie oben bemerkt, die Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen erst von Strassburger. Die Resultate seiner Untersuchungen sind veröffentlicht in seiner bereits citirten Arbeit in Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Bot. V. pg. 297—342. Während die früheren Beobachtungen, an Monocotyledonen, vorzugsweise Liliaceen angestellt, nur von einfacher Theilung einer Zelle, der Specialmutterzelle sprachen, als deren Produkt die beiden Porenzellen entstehen, weist Strassburger nach, dass in den bei weitem meisten Fällen eine Reihe von Theilungen nach einander vor sich gehen, aus denen sich die oft eigenthümliche Lage der Spaltöffnungen am entwickelten Blatte mit der grössten Evidenz erklären lässt. Nach seinen Angaben sind sie ein Theilungsprodukt gewöhnlicher Oberhautzellen. Es theilt sich eine Zelle, die er „Urmutterzelle der Spaltöffnung nennt, in zwei Theile, im einfachsten Falle in einen grösseren und einen kleineren, der dann zur Specialmutterzelle der Spaltöffnung wird. Oder die erste Theilung ist eine interimistische, es treten nach einander noch durch eine oder mehrere Theilungen Mutterzellen verschiedenen Grades auf, deren Endresultat erst die Bildung der Specialmutterzelle und dann die Bildung der Porenzellen ist. Die Längsaxe der fertigen Spaltöffnung bleibt dabei der, oder den früheren Theilungswänden parallel

oder schneidet sie rechtwinklig, oder die Theilungen erfolgen nach einander nach 3 verschiedenen Richtungen der Fläche. Complicirter sind einige Fälle, wo sich auch die umliegenden Zellen nachträglich an der Bildung des Spaltöffnungsapparates betheiligen. Nach Bildung der Specialmutterzelle erleiden dann entweder die beiden seitlichen oder die sämmtlichen umgebenden Zellen, z. B. bei Ficus elastica nach Strassburger pg. 330 constant alle vier, Theilungen, parallel den Aussenwänden der Specialmutterzelle, und dann erst erfolgt die Theilung der Specialmutterzelle in die beiden Porenzellen, so dass im fertigen Zustande die Stomata umgeben erscheinen von mehreren in eigenthümlicher Weise von den Epidermiszellen in Gestalt und Struktur abweichenden kleinen Zellen. Es erscheint dann auch oft der gesammte Spaltöffnungsapparat einschliesslich dieser Nebenzellen in die Oberhaut tief eingesenkt, z. B. Hakea cerathophylla l. c. Taf. XLI, Fig. 131, Cycas revoluta XLI, 143. Diese verwickelte Theilung mit ihren eigenthümlich aussehenden Endresultaten hat zu der irrigen, zuerst von Unger ausgesprochenen Ansicht geführt, dass es Spaltöffnungen gebe mit doppelten Porenzellen, die neben einander, — Proteaceen nach Mohl, abgebildet davon Hakea amplexifolia bei Schleiden Grdz. pg. 264, — oder über einander lägen, — Ficus elastica, Unger Grdl. d. Anat. und Physiol. 1866 Fig. 70, — eine Anschauung, die Strassburgers Studien genügend widerlegt haben.

Noch zu verfolgen wäre die schwierige Entwicklungsgeschichte bei Nerium Oleander, bei welcher Pflanze mehrere Spaltöffnungen, umgeben von zartwandigen Zellen in einer kugeligen, mit Haaren ausgekleideten Einstülpung unterhalb der Epidermisoberfläche liegen. Anscheinend bietet dieser Fall manche Analogieen mit den zuletzt besprochenen. Aehnlich wie beim Oleander sieht es nach Czech auch aus bei einer Banksia, die Schleiden Grundz. Fig. 80 abbildet. —

Schon bald nach Entdeckung der Spaltöffnungen wurde, so namentlich von Hedwig, (Sammlung seiner zerstreuten Abhandlungen I —. 1793), die Behauptung aufgestellt, dass der Porus der Spaltöffnungen sich bald öffne, bald schliesse, eine Behauptung, die der Gegenstand lebhafter Discussionen geworden ist, welche jetzt als im Wesentlichen geschlossen zu betrachten sind, wiewohl auch in neuerer Zeit noch von Ad. Weiss (zur Kenntniss der Spaltöffnungen u. s. w.) und Ed. Morren (Détermination du nombre des stomates) ein periodisches Oeffnen und Schliessen der Spaltöffnungen geläugnet wurde. Obgleich die Beobachtungen über diese Erscheinung fast bis in die Zeit der Entdeckung der Spaltöffnungen hinaufreichen, so waren doch nach Mohl l. c. „der Beobachter sehr wenige, und dieselben kamen zu ganz abweichenden Resultaten, die ich hier, zumeist nach den Angaben dieses Autors, da die Ori-

ginalarbeiten mir nicht zugänglich sind, kurz wiedergebe.

Einer der ersten, Joseph Banks, giebt in einer 1805 erschienenen Arbeit als das Resultat seiner nicht weiter bekannten Beobachtungen an, dass die Spaltöffnungen bei feuchtem Wetter geöffnet, bei trocknem geschlossen seien, und folgert daraus, dass sie die Bestimmung hätten, Feuchtigkeit einzusaugen.

Die entgegengesetzte Ansicht, dass die Stomata an Regentagen, sowie in thauigen Nächten geschlossen, an heiteren sonnigen Morgen dagegen, also, während die Ausdünstung am stärksten ist, offen seien, vertritt J. J. P. Moldenhauer (Beiträge zur Anatomie der Pflanzen 98). Er schliesst daraus, dass das Geöffnetsein derselben mit der Ausdünstung im Zusammenhange stehe, doch stimmt damit die von ihm auch gemachte Angabe, dass die Stomata von Zea Mays und Saccharum officinarum nur an thauigen Morgen frühzeitig und unter Wasser im Sonnenschein geöffnet seien, nicht überein, ist aber doch nach dem später Anzuführenden erklärlich.

Im Allgemeinen theilt seine Ansicht Amici in einer Arbeit, veröffentlicht im 19. Bande der Società italiana delle science residente in Modena, übersetzt in Annales des sciences naturelles 1824 tom. 2. Derselbe giebt an, dass die Stomata an sonnenhellen Tagen geöffnet Nachts dagegen und auch bei lokaler Befeuchtung geschlossen, oder wenigstens verengt seien.

Professor Morren in Lüttich, (Détermination du nombre des stomates Bruxelles 1864), gestützt auf Experimente über die Absorption schädlicher Gase, namentlich der schwefligen Säure durch die Pflanzen, die bei Tag und Nacht gleich stark stattfindet, stellte die Behauptung auf, dass auch Nachts die stomata offen seien: „Nous sommes en conséquence porté à supposer, que les stomates restent ouverts pendant l'obscurité (l. c. pg. 8.)

Ad. Weiss endlich, („Beiträge zur Kenntniss der Spaltöffnungen“ in Verhandlungen des zoologisch-botanischen Vereins zu Wien VII. 1857. und „Ueber ein neues Vorkommen der Spaltöffnungen“ ebenda,) gesteht ihnen nur auf die Einwirkung des Wassers eine Verengerung oder Erweiterung zu, stellt aber ein periodisches Oeffnen und Schliessen in Abrede.

Die Beobachtungen von Unger und Mohl, die auch noch hierher gehören, unterlasse ich an dieser Stelle anzuführen, da ich sie der nun folgenden Auseinandersetzung hauptsächlich zu Grunde lege, und sie somit noch eingehendere Berücksichtigung finden werden, und wende mich nach dieser kurzen Abschweifung auf das Historische des Gegenstandes nunmehr zur Sache selbst.

Dass die Spaltöffnungen wirkliche Oeffnungen sind, ist eine Thatsache, die, wiewohl in älteren Zeiten bisweilen bestritten, jetzt durch die mikroscopischen Untersuchungen völlig

ausser Zweifel gestellt ist, die aber überdies noch durch einige leicht anzustellende Versuche von Unger und Leitgeb bewiesen wird. Wie bereits früher erwähnt, bilden die Spaltöffnungen durch ihre Lage über einem grösseren Intercellularraum, der Athmungshöhle, in welche eine Anzahl Intercellulargänge münden, die Ausgänge dieses, die Pflanze nach allen Richtungen hin durchziehenden und vielfach anastomosirenden Systems von Luftgängen. Bläst man nun in den abgeschnittenen Stengel oder Blattstiel einer Pflanze, deren Intercellulargänge sich durch grössere Weite auszeichnen, (Equisetum, Allium, Compositen, Umbelliferen), gewaltsam Luft ein, während man den unverletzten Theil unter Wasser hält, so gelingt es, Luft aus den Intercellularräumen durch die Spaltöffnungen hinauszupressen, ein Versuch, den ich an Hippuris vulgaris leicht wiederholen konnte. Durch diesen einfachen Versuch, der von den Genannten und von Sachs noch mehrfach modificirt wurde, ist hinlänglich bewiesen, dass die Spaltöffnungen wirklich perforirt sind, und dass sie während des Versuchs geöffnet waren, dass also ein geöffneter Zustand derselben existirt. Ob es aber einen Zustand völligen Geschlossenseins der Spaltöffnungen an der lebenden Pflanze gebe, kann nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse noch bezweifelt werden, denn die Versuche von Unger, durch welche derselbe einen geschlossenen Zustand der Spaltöffnungen durch der Pflanzenzelle innewohnende Kräfte bewiesen zu haben glaubte, schliessen die Möglichkeit nicht aus, dass der Verschluss der Spaltöffnungen in diesen Fällen durch capillar festgehaltenes Wasser bewirkt sei. Er variirte nämlich zunächst, um einen gleichmässigeren Druck zu erhalten, den oben angeführten Versuch, der die Wegsamkeit der Spaltöffnungen für Luft bewies, in der Weise, dass er die zu untersuchenden Pflanzentheile, Blätter von Allium fistulosum, Menianthes, Nymphaea, beblätterte Stengel von Lysimachia thyrsiflora und Gratiola in den kürzeren Schenkel eines hufeisenförmig gebogenen Glasrohres einkittete, den längeren zum Theil mit Quecksilber füllte und dann den ganzen Apparat in ein grösseres Gefäss mit Wasser setzte. Während anfangs ein geringer Quecksilberdruck genügte, um die Luft aus den Spaltöffnungen hervorzutreiben, gelang es, nachdem die auf der Röhre befestigten Pflanzentheile, um sie frisch zu erhalten, längere Zeit unter Wasser gewesen waren, auch unter verstärktem Druck nicht mehr Luft durch die Spaltöffnungen hindurchzutreiben. Der Verschluss der Spaltöffnungen konnte hier durch die Pflanzenzellen selbst in Folge der Einwirkung des Wassers bewirkt sein, er konnte aber eben so gut dadurch entstanden sein, dass nach Absorption der dem Blatte adhärirenden Luftschicht Benetzung des Blattes und in Folge dessen Capillarattraktion eingetreten war, und der Versuch verliert somit seine Beweiskraft. Dass übrigens auch, wenn es nicht ge-

lingt, Luft zu den Spaltöffnungen hinauszublasen, diese dennoch offen und nur capillar verstopft sein können, beweist ein Versuch, den Sachs pg. 258 anführt. Bläst man in den Blattstielquerschnitt von Arum maculatum und einigen anderen Pflanzen, während man die Lamina unter Wasser hält, Luft ein, so gelingt es nicht, sie durch die Spaltöffnungen hindurchzubringen. Wohl aber injicirt sich die Lamina mit Wasser, wenn man bei derselben Lage des Blattes kräftig saugt.

Mehr als der Versuch Ungers spricht für einen Verschluss der Spaltöffnungen durch die Schliesszellen selbst auf die Einwirkung von Wasser ein Versuch von Dutrochet, den Sachs (Experimentalphysiol. pg. 259) citirt. Derselbe brachte ein Blatt von Nuphar luteum sammt dem Stielquerschnitt unter Wasser und setzte es unter den Recipienten der Luftpumpe. Bei der Evacuation trat die Luft nur aus dem Querschnitt heraus, und ebenso drang, als der Luftdruck wieder hergestellt wurde, das Wasser auch nur durch den Stielquerschnitt ein, wie man an der durch die Injection bewirkten Farbenänderung sehen konnte. Camellia japonica verhielt sich ähnlich, einige andere Pflanzen wieder nicht. Hätte Capillarität auch das Austreten von Luftblasen aus den Spaltöffnungen verhindern können, so konnte sie doch das Eindringen von Wasser nicht hindern. Es scheint also hierdurch die Existenz eines geschlossenen Zustandes der Spaltöffnungen an der unverletzten Pflanze bewiesen. Aber, lassen wir es auch, bis noch mehr Beweise vorhanden sein werden, dahingestellt sein, ob ein völliger Verschluss an der lebenden Pflanze durch der Pflanzenzelle eigene Kräfte bewirkt werden könne oder nicht, so kann man doch bei sorgfältiger mikroscopischer Untersuchung geeigneter Pflanzen nicht leugnen, dass an abgezogenen Epidermisstücken und auch auf grösseren Flächenschnitten, wahrscheinlich also auch an der lebenden, unverletzten Pflanze zu verschiedenen Beobachtungszeiten der Grad des Offenseins ihrer Spaltöffnungen ein sehr verschiedener ist, dass wenigstens eine beträchtliche Erweiterung und Verengerung des Porus unter verschiedenen Umständen stattfindet. — Unger stellte bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Transspiration der Pflanzen eine Reihe Beobachtungen über Oeffnen und Schliessen der Spaltöffnungen, an, die sehr beachtenswerth sind. Er wählte dazu Pflanzen, die bei mässiger Vergrösserung über den Zustand des Geöffnetseins und Geschlossenseins wegen der Grösse ihrer Stomata kaum Zweifel liessen, nämlich melampyrum nemorosum, Ajuga reptans und genevensis, Lamium amplexicaule, Echium vulgare, und namentlich Galium Aparine, Polygonum Convolvulus und Viola arvensis. Viermal des Tages untersuchte er die genannten Pflanzen, Morgens 5, Mittags 3, Abends 7 und 10 Uhr. Um 7 Uhr Abends waren ihre Spaltöffnungen mit Aus-

nahme derer von Polygonum Convolvulus sichtlich im Schliessen begriffen und um 10 Uhr sämmtlich geschlossen, was auch um 5 Uhr Morgens noch der Fall war. Von dieser Zeit ab fand Erweiterung des Porus statt, die bis Mittags 3 Uhr ihr Maximum erreichte. Bei vielfachen Beobachtungen, deren Resultate genau notirt und zum Theil gezeichnet wurden, angestellt namentlich an der abgezogenen Epidermis und auch an dünnen Flächenschnitten, mit geringerer Sicherheit am unverletzten Blatte, bei verschiedenen Pflanzen, die mir grade reichlich zur Hand waren, (Galium Aparine, Lilium bulbiferum nnd Martagon, Senecio vulgaris, Syringa vulgaris, Polygonum aviculare, Capsella, Plantago major), fand ich die Angaben Ungers bis auf geringe Zeitdifferenzen an verschiedenen Tagen bestätigt.

Hugo v. Mohl ferner fand bei einem Exemplare von Lilium bulbiferum, das im tiefen Baumschatten gestanden hatte, um Mittag noch sämmtliche Spalten geschlossen.

Ich selbst umhüllte, nachdem ich mich überzeugt hatte, dass an dem oberen und unteren Theile der Pflanze die Spaltöffnungen der Blätter etwa auf gleiche Weite geöffnet waren, an einem heiteren Junitage Morgens 11 Uhr den oberen Theil eines Exemplars von Lilium Martagon und untersuchte nach zweistündiger Umhüllung wieder ein Blatt des oberen und unteren Theiles der Pflanze, und zwar je das in der Spirale dem vorher abgeschnittenen zunächst stehende, und fand eine bedeutende Differenz in der Weite des Spaltes. Die Spaltöffnungen des umhüllten Blattes waren zwar nicht geschlossen, doch nur noch sehr wenig geöffnet. Bei einer anderen Beobachtung am Nachmittage fand ich nach 2stündiger Umhüllung die meisten geschlossen, die übrigen auf ein Geringes verengt. Wiederholte Beobachtungen führten zu demselben Resultate. Czech (Ueber die Funktionen der Stomata, Bot. Ztg. 1869 pg. 805) giebt an, dass bei einer Hyacinthe, die Nachmittags 3 Uhr, als ihre Stomata auf mittlere Weite geöffnet waren, in einen Schrank eingeschlossen wurde, nach 50 Minuten, in einem anderen Falle nach $1^1/_2$ Stunden die Stomata völlig geschlossen waren, und dass sie in etwa derselben Zeit unter dem Einflusse des Lichtes sich wieder öffneten, ein Resultat, das mit den obigen übereinstimmt. Es ist daher als Thatsache zu betrachten, dass durch die wechselnde stärkere oder schwächere Beleuchtung, — wie weit die Wärme dazu beiträgt, darüber fehlt es noch an Untersuchungen, — eine Erweiterung und Verengerung, wenn auch vielleicht an der lebenden Pflanze nicht ein völliger Verschluss der Spaltöffnungen bewirkt wird.

Aus den älteren bereits citirten Beobachtungen geht aber hervor, dass auch Feuchtigkeit und Trockenheit von Einfluss auf Oeffnen und Schliessen der Spaltöffnungen ist, doch sind neuere Beobachtungen darüber an der lebenden unverletzten Pflanze nicht bekannt, und ich muss mich daher begnü-

gen, die Resultate der Mohl'schen Untersuchungen, die er an dünnen Flächenschnitten und an der abgezogenen Epidermis anstellte, auseinanderzusetzen und aus ihnen nur die älteren Angaben zu erklären versuchen.

Hugo von Mohl fand, dass auf dünnen Flächenschnitten der Porus der Spaltöffnungen sich auf die Einwirkung von Wasser bei vielen Pflanzen öffne, bei der Mehrzahl jedoch sich schliesse, oder mit anderen Worten, dass der durch Wasseraufnahme hervorgebrachte Zustand der Turgescenz bisweilen ein Oeffnen, häufiger jedoch ein Schliessen, eine Verengerung des Spaltöffnungen zur Folge habe. Um dieses entgegengesetzte Verhalten verschiedener Pflanzen zu verstehen, wird es gut sein[1], dem Gange seiner Untersuchungen zu folgen.

Die Veränderung der Weite des Porus bei der Einwirkung von Wasser kann bewirkt sein durch die Turgescenz der Porenzellen allein, oder sie kann die Folge sein des Turgors der Porenzellen und der Nachbarzellen, namentlich der benachbarten Epidermiszellen. Um nun zu sehen, ob die Porenzellen selbst diese Veränderung der Weite des Porus allein zu bewirken im Stande seien, kam es darauf an, den Spaltöffnungsapparat von dem Einflusse der Nachbarzellen zu isoliren. H. v. Mohl erreichte dies, indem er an Monocotyledonenblättern, die sowohl wegen der Grösse ihrer Stomata, als auch wegen der langgestreckten Epidermiszellen sich für diese Versuche besonders eignen, eine Anzahl nahe an einander gelegener Quereinschnitte durch die Epidermis und einen Theil des Blattparenchyms machte und die so erhaltenen Streifchen der Epidermis sodann durch einen der Blattfläche parallelen Schnitt zugleich mit einem Theile des darunter liegenden Parenchyms ablöste. So gelang es ihm, Präparate herzustellen, bei denen die unverletzten Spaltöffnungsschliesszellen nur noch mit durchschnittenen Epidermiszellen im Zusammenhange waren, welch letztere also nun nicht mehr durch Turgescenz auf das Verhalten der Spaltöffnungen Einfluss ausüben konnten. (Auch von den darunterliegenden Parenchymzellen konnte ein störender Einfluss nicht ausgeübt werden, da dieselben mit den Porenzellen gar nicht direkt in Verbindung stehen, sondern, wenn sie es überhaupt vermögen, nur indirekt durch Druck auf die Epidermiszellen die Erweiterung und Verengerung der Spaltöffnungen beeinflussen können.)

Brachte er nun die so isolirten Spaltöffnungen unter Wasser, so erweiterten sie sich constant, brachte er sie unter Zuckerwasser, so schloss sich in Folge der Wasserentziehung der Porus vollständig. Auch gelang es ihm, dieses Oeffnen und Schliessen durch abwechselnde Anwendung von Wasser und Zuckerwasser beliebig oft hervorzurufen, Versuche, von deren Richtigkeit man sich nach Mohl am leichtesten an Amaryllis formosissima überzeugen kann. Auch andere Pflanzen, wie Orchis latifolia und Lilium Martagon scheinen mir zur Bestätigung vollkommen geeignet. Dieses Resultat nun fand

v. Mohl durchweg bei allen Pflanzen, die er untersuchte, sowohl bei denen, die auf grösseren Abschnitten ihre Stomata bei der Einwirkung von Wasser öffneten, (Orchis Lilium,) als auch bei solchen, die sie schlossen, (Amaryllis.)

Dass in Folge der Turgescenz der Porenzellen Erweiterung des Porus eintritt, überrascht einigermassen, doch findet es seine Erhlärung in der eben hervorgehobenen eigenthümlichen anatomischen Beschaffenheit der Porenzellen. Wegen der ungleichen Wanddicke findet die durch Wasseraufnahme bewirkte Volumenvergrösserung nicht nach allen Richtungen hin gleichmässig statt, sondern macht sich hauptsächlich in der Richtung senkrecht zur Blattfläche geltend, während der Querdurchmesser der einzelnen Porenzelle nicht nur nicht zunimmt, sondern sogar geringer wird, wie dies v. Mohl durch Messung dargethan hat. Könnte man in diesem Zustande einen Querschnitt durch die Porenzellen herstellen, so würde dieser nun nicht mehr kreisförmig, sondern eliptisch mit der Längsaxe senkrecht zur Epidermisoberfläche erscheinen. Durch diese Vergrösserung der senkrechten Ausdehnung, verbunden mit einer Verringerung der Breite der einzelnen Schliesszellen ist die Möglichkeit gegeben, dass eine Erweiterung des Porus zu Stande kommt, ohne dass dabei die Krümmung der Porenzellen in der Ebene der Blattfläche zunimmt, und in der That will er in verschiedenen Fällen beobachtet haben, dass die Breite des gesammten Spaltöffnungsapparates bei geöffneter und geschlossener Spalte gleich gross ist, dass also die Erweiterung des Porus nur durch die Verringerung der Breite der Schliesszellen bewirkt wird, so namentlich nach Mohl bei den Orchideen. An der abgezogenen Epidermis konnte ich dies weder bei Orchis latifolia, noch bei Lilium Martagon constatiren. In beiden Fällen ergab sich mir ganz das Gegentheil, wofür ich auch bei Behandlung mit Glycerin Bestätigung fand; Zeichnungen, bei denen die Messung nachträglich nochmals vorgenommen wurde, weisen es nach. — In anderen Fällen aber, so bei Amaryllis, nimmt nach Mohl die Breite des ganzen Apparates und somit die seitliche Krümmung der Porenzellen zu, wiewohl nach ihm auch in diesen Fällen der Querdurchmesser der einzelnen Porenzelle bei der Erweiterung des Spaltes geringer wird. H. v. Mohl constatirte ferner auch, dass der Hauptantheil an der Erweiterung und Verengung der Spaltöffnungen dem Theile der Porenzellen zukömmt, welcher innerhalb des Vorhofes liegt.

Die isolirte Spaltöffnung also, sahen wir, erweitert sich unter allen Umständen auf die Einwirkung von Wasser. Wenn nun an grösseren Abschnitten einiger der untersuchten Pflanzen, z. B. von Amaryllis formosissima bei der Einwirkung von Wasser das Entgegengesetzte, ein Schliessen der Spaltöffnung eintritt, so muss das dem Einfluss der Nachbarzellen zugeschrieben werden, es muss der Turgescenzzu-

stand der umliegenden Epidermiszellen durch Druck das Bestreben der Porenzellen auseinanderzuweichen, überwinden. Warum dies nicht in allen Fällen, so bei Orchis, Lilium u. a. nicht eintrat, dafür giebt ein Blick auf den Querschnitt durch die Spaltöffnungen zweier so verschieden sich verhaltenden Blätter genügende Erklärung. Die Porenzellen von Orchis, Lilium u. s. w. sind mit den Nachbarzellen nur an einem kleinen Theile ihrer Oberfläche verwachsen und deshalb ziemlich frei und unabhängig von Druckeinflüssen derselben. Sie können somit auch an der zusammenhängenden Epidermis und am unverletzten Blatte diejenigen Veränderungen erfahren, die durch ihren eigenen Turgescenzzustand bedingt sind. (Beiläufig sei bemerkt, dass auch bei ihnen, wie bei allen Pflanzen sehr lange Einwirkung von Wasser den Druck der Epidermiszellen doch zur Geltung bringt und ein Schliessen verursacht, das bei den von mir beobachteten Pflanzen stets im Verlaufe einer Stunde eintrat.) Anders wie bei Orchis ist es bei dem Blatte von Amaryllis. (Mohl l. c. Fig. 4,) und bei dem von Narcissus, wiewohl hier in schwächerem Grade. Bei diesen Pflanzen ist ein grösserer Theil der Porenzellenoberfläche mit den benachbarten Epidermiszellen verwachsen, der ganze Spaltöffnungsapparat ist mehr oder weniger in Einbuchtungen der Nachbarzellen aufgenommen. Das Benetzen mit Wasser, welches einen Turgor der Porenzellen hervorruft, der von Erweiterung des Porus begleitet sein müsste, wirkt auch auf die Epidermiszellen ein. Diese nehmen ebenfalls Wasser endosmotisch auf, und die Folge ihrer Volumenzunahme ist eine Verengerung der Spaltöffnung, indem ihr Druck den der Porenzellen überwindet. Dass in der That ein solcher seitlicher Druck vorhanden ist, wird durch Einfaltungen bewiesen, die bei längerem Verweilen der Präparate unter Wasser, die nach den Epidermiszellen zu gelegene Wand der Porenzellen bisweilen erleidet.

Eine Erscheinung, die man an den Spaltöffnungen welker Pflanzentheile beobachten kann, dient sehr zur Bestätigung der soeben ausgeführten Mohl'schen Erklärung des Vorganges.

Im welken Zustand der Organe nämlich sind die Spaltöffnungen aller untersuchten Pflanzen geschlossen, wie man bei freierer Lage der Porenzellen, da das Welken durch Wasserverlust bedingt ist, erwarten muss. Aber auch wenn die Porenzellen zum Theil in die Epidermiszellen aufgenommen sind, macht sich beim Welken in Folge der Schlaffheit der Epidermiszellen das stärkere eigenthümliche Bestreben der Porenzellen geltend, und es findet, diesem entsprechend, Verschluss des Porus statt. Bringt man nun den Abschnitt eines solchen welken Blattes in Wasser, so erlangen zunächst die Porenzellen vermöge ihrer grösseren Zartheit und Dünnwandigkeit ihren Turgor wieder, und der Porus öffnet sich, (nach Mohl z. B. bei Amaryllis binnen 5 Minuten), schnell

auf das Aeusserste. Allmälich aber nehmen auch die Epidermiszellen wieder Wasser auf, und der Porus wird durch ihren Druck langsam wieder geschlossen.

Aus dem bisher Gesagten geht also hervor, dass der mehr oder weniger geöffnete oder geschlossene Zustand der Spaltöffnungen nur in wenigen Fällen durch den Turgescenzzustand der Porenzellen allein bedingt ist, sondern dass er in den meisten das Resultat zweier entgegengesetzt wirkenden Ursachen, des Turgescenzzustandes der Porenzellen einerseits und der Epidermiszellen andererseits ist. Halten sich diese das Gleichgewicht, so wird das Resultat ein Geöffnetsein des Porus auf mittlere Weite sein. Die Fälle ausgenommen, in denen die Porenzellen allein Oeffnen und Schliessen der Spaltöffnungen bewirken, wird bei solchen auf eine mittlere Weite geöffneten Spaltöffnungen sowohl Trockenheit, wie Feuchtigkeit eine Verengerung des Spaltes herbeiführen, indem letztere den Druck der Epidermiszellen auf die Porenzellen durch allmälige Vermehrung ihres Turgors verstärkt.

Es giebt aber auch einen Umstand, der den Porenzellen das Uebergewicht verschafft, und dies ist die Besonnung, um nicht zu sagen das Licht, denn wieviel von dieser Wirkung der Wärme zukommt, und ob ihr überhaupt etwas davon zukommt, ist noch nicht festgestellt.

Hugo v. Mohl schloss aus seinen Beobachtungen, dass unter dem Einfluss längerer Besonnung, gleichgültig, in welchem Medium, ob in trockener oder feuchter Luft, oder in Wasser die Pflanzentheile sich befinden, in den wegen ihres Chlorophyllgehalts weit mehr als die Epidermiszellen thätigen Porenzellen Stoffe gebildet werden, welche eine kräftigere Endosmose einzuleiten im Stande sind. (Nach Czech über die Funktionen der Spaltöffnungen, bot. Zeitg. 1869 pg. 807. tritt wahrscheinlich die Bildung neuer Chlorophyllkörner und Bildung von Amylum aus älteren Chlorophyllkörnern unter dem Einflusse des Lichtes ein, ähnlich, wie in anderen grünen Zellen, und dabei eine Verdichtung und Zusammenziehung des Inhalts. In den Epidermiszellen kann wegen Mangel an Chlorophyll diese Erscheinung nicht eintreten, mithin wird die Endosmose nach den Porenzellen eine stärkere sein. Die Thatsache, dass die Stomata nicht grüner Pflanzentheile stets geschlossen sind, unterstützt diese Hypothese wesentlich. — Auch die stärkere Transpiration durch die dünnwandigen Porenzellen ist nach Czech wahrscheinlich ein bedeutender Faktor für die Verdickung des Inhaltes derselben und die daraus resultirende Endosmose.) Die Folge der stärkeren Endosmose nun ist, dass die Porenzellen die Kraft erlangen, den Druck der Epidermiszellen zu überwinden, oder allgemeiner, ihre eigenen Bestrebungen geltend zu machen. In der Dunkelheit werden nach Mohl diese Stoffe wieder verbraucht, die Transpiration hört auf, Saft wird sämmtlichen Zellen zugeführt, der Turgor der Epidermiszellen nimmt zu, und sie

bringen durch Druck die Porenzellen zum allmäligen Verschluss. Bei plötzlichem Uebergange in Dunkelheit werden sofort die früheren physiologischen Processe sistirt, indess, um den Verschluss zu bewirken, ist erst das Zustandekommen des Turgors der Epidermiszellen erforderlich, darum auch längere Zeit. (Nach Czech schlossen sich bei einer Hyacinthe, die in einen dunklen Schrank gebracht wurde, die Spaltöffnungen in 50 Minuten, in einem anderen Falle in $1^1/_2$ Stunde.) Hiernach erklären sich eine Anzahl Beobachtungen von Mohls von selbst, z. B. die, dass bei genügender Feuchtigkeit im Dunklen aufbewahrte Blätter von Orchis und Lilium, sowie die eines im Schatten gewachsenen, um Mittag abgeschnittenen Exemplars von Lilium bulbiferum ihre geschlossenen Stomata unter Wasser nur sehr wenig öffneten, ferner, dass Blätter von Amaryllis und von Zea Mays nach längerer Besonnung in trockner oder feuchter Luft, oder in Wasser ihre Stomata weit geöffnet zeigten und sie unter Wasser um so langsamer schlossen, je länger sie vorher besonnt worden waren.

Wenn nun auch alle diese Beobachtungen nur an dünnen Schnitten von Pflanzenblättern gemacht wurden, so darf man doch annehmen, dass dieselben Erscheinungen an der lebenden unverletzten Pflanze in derselben Weise vor sich gehen werden, wenn auch vielleicht der Grad der Erweiterung und Verengerung im natürlichen Verlaufe deshalb ein geringerer ist, weil die Bedingungen für die Turgescenz nie so günstige sind, wie wir sie im Kleinen künstlich herbeizuführen vermögen. Es wäre demnach möglich, dass ein völliger Verschluss der Spaltöffnungen im natürlichen Verlaufe nicht vorkommt, wie Morren und Weiss unlängst behauptet haben.

Auf alle diese Forschungen der Neuzeit gestützt, muss man nun auch anerkennen, dass alle die zum Theil so widersprechenden, bereits citirten Beobachtungen älterer Botaniker dem Verhalten der Spaltöffnungen einzelner Pflanzengruppen völlig entsprechend sind. So stimmen die Angaben von Banks mit dem Verhalten der Stomata von Orchis, Lilium und ähnlichen unter der Einwirkung von Feuchtigkeit und Trockenheit, die von Moldenhauer und Amici mit dem von Amaryllis unter dem Einfluss von wechselnder Feuchtigkeit und Besonnung völlig überein. Aehnlich wie bei letztgenannter Pflanze wird daher auch der Spaltöffnungsapparat bei Ruta graveolens, die Amici beobachtete, die mir aber nicht zur Hand ist, — wenn anders seine Beobachtungen richtig sind, — gebaut sein. —

Wenden wir uns jetzt nach der Betrachtung dieser Verhältnisse zu den Funktionen der Spaltöffnungen.

Durch ihre Lage am Ende der luftführenden Intercellularräume der Pflanzen bilden die Stomata die geeignetsten Wege für den Verkehr zwischen der Binnenluft der Pflanze und der Atmosphäre, der, wenn die Epidermis ein lückenlos

zusammenhängendes Ganze bildete, ausserordentlich erschwert und auf ein Geringes beschränkt sein müsste. Dieser Verkehr nun ist zweierlei Art. Einmal besteht er in einem einfachen Ein- und Ausströmen von Gasen, wie auch immer gemischt sie grade in der unmittelbaren Umgebung und im Innern der Pflanze vorhanden sein mögen, hervorgerufen durch Druckdifferenzen zwischen der Binnenluft und der Atmosphäre, die wieder in den verschiedensten Umständen ihren Grund haben können, worauf näher einzugehen hier zu weit führen würde. Ausser diesem Ein- und Ausströmen findet aber andererseits, bedingt durch die Verschiedenheit der Zusammensetzung der inneren und äusseren Luft ein Austausch der verschiedenen Gase beider, geregelt nach den Gesetzen der Diffusion, statt. Zum Zwecke der Ernährung entzieht die Pflanzenzelle der hier oder da sie umspülenden Luft der Intercellularräume Kohlensäure und Ammoniak, zum Zwecke der Athmung Sauerstoff. Diese der Binnenluft entzogenen Bestandtheile müssen ihr zum ferneren Bestehen der Pflanze ersetzt werden; sie werden ihr von Aussen durch Diffusion wieder zugeführt. Den Weg, auf dem dies vorzugsweise geschieht, bilden die Stomata, wiewohl auch die Zellmembran selbst Gase diffundiren lässt. Aber auch die Pflanzenzelle ihrerseits giebt Gase an die Luft der Intercellularräume ab, die diese wieder durch die Spaltöffnungen nach Aussen diffundiren lassen. Die Gase, die so von der Zelle abgeschieden werden und unter Umständen nach Aussen gelangen oder auch wieder zu anderen Zwecken absorbirt werden, sind Sauerstoff, ferner Kohlensäure, (vorzüglich bei Nacht,) und namentlich Wasserdämpfe.

Dass nun diese Aufnahme und Aushauchung von Gasen durch die Stomata der Quantität nach wesentlich von dem periodisch wechselnden Geöffnetsein ihrer Spalte, sowie natürlich auch von der Grösse und Anzahl der Stomata abhängig sein muss, kann man kaum bezweifeln, doch sind genaue Beobachtungen sehr schwierig. Aus den Untersuchungen Ungers nur ist bekannt, dass das Maximum der Wasserausdünstung bei einigen Pflanzen, bei Brassica rapa und Helianthus annuus auf die Stunden von 12 bis 3 Uhr fällt, also in die Zeit, in welcher auch die Erweiterung der Stomata nach den bisherigen Beobachtungen ihr Maximum erreicht.

Eine weitere Funktion der Stomata ist dann nach Czech noch die, dem Lichte den Durchgang zu gestatten, doch halte ich diese Funktion wegen der geringen Grösse der Oeffnungen für ganz untergeordnet.

Mit der Bedeutung dieser noch ziemlich dunklen Punkte verlasse ich diesen Theil meines Themas und wende mich nun zu dem Vorkommen der Spaltöffnungen, das ich jedoch etwas kürzer zu behandeln gedenke.

Nicht überall im Pflanzenreiche finden wir Spaltöffnungen,

sondern nur, wie oben bereits bemerkt, in den höheren Abtheilungen desselben, bei den Anthophyten und Cormophyten und nach einer Notiz bei Schacht, (Grundr. d. Anat. und Physiol. der Gewächse 1859 pg. 54,) unter den Bryophyten nur bei der Lebermoosgattung Anthoceros, deren schotenförmige Sporenfrucht mit ihnen versehen ist. Die Moosfrucht und ihr Stengel sind auch die einzigen Gebilde in dieser Gruppe, die mit einer Epidermis versehen sind, wo man also überhaupt Stomata erwarten darf. Aber auch unter den eben angeführten Pflanzen finden wir Gruppen, nämlich die der ganz untergetaucht lebenden Pflanzen und die der chlorophyllfreien Schmarotzer und Humusbewohner, denen sie fehlen sollen. Auch eine Anzahl einzelner Pflanzen soll keine Spaltöffnungen haben. Bei den ersteren, den submersen Wasserpflanzen, kommen jedoch nach Unger (Grdl. 1866) Stomata vor, wenn sie ausser Wasser zu vegetiren gezwungen werden, und Weiss hat nach Czech, l. c. pg. 818), einzelne auf beständig unter Wasser befindlichen Theilen von Najas und Potamogeton beobachtet. Für das Vorkommen von Spaltöffnungen bei Pflanzen der zweiten Gruppe, den chlorophyllfreien Schmarotzern, kennt man durch Czech ein einziges Beispiel, nämlich Orobanche rubens, bei welcher die Unterseite der Deckblätter, wenn auch wenige, (pro □mm. 32), Stomata hat. Von den Humusbewohnern beobachtete ich sie zerstreut am Perigon von Neottia, an den scheidenförmigen Blättern dieser Pflanze dagegen suchte ich sie vergeblich. Als einzelne Pflanzen, denen sie fehlen, zählt Rudolphi auf: Teucrium fruticans, Cineraria maritima, Stachys lanata. Marubium Pseudodictamnus und Cistus ladaniferus, bei welchen vielleicht der dichte Filz, mit dem namentlich die Unterseite der Blätter bekleidet ist, die Funktionen der Spaltöffnungen verrichtet. Indes hat Kroker nach Czechs Angaben bei Cineraria maritima, und Czech selbst (l. c. 818.) bei Cistus ladaniferus eine nicht unbedeutende Anzahl derselben gefunden, so dass Rudolphis Angaben zweifelhaft werden. Fernere Ausnahmen wären nach Meyen, (Archiv für Naturgeschichte 1837, I. pg. 419 cit. von Czech,) von den Anthophyten Stellis und Pleurothallis und nach Schleiden, (Ref. Czech,) Grundzüge 3. Aufl. I. pg. 274, von den Cormophyten Salvinia natans, bei welchen sämmtlich die Stomata durch Lücken, wie man sie bei Bryophyten vielfach beobachtet, ersetzt sein sollen. Schleidens Angabe aber über Salvinia natans beruht nach Strassburger l. c. pg. 305 auf einer Täuschung, bewirkt durch eigenthümliche Verhältnisse im Bau der Epidermis. Letzterer hat sogar bei Salvinia die Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen beobachtet. In Betreff von Pleurothallis ferner ist noch zu bemerken, dass ich bei Schleiden. (Grdz. 2. Aufl. II. 1846 pg. 195,) die

Notiz finde, dass bei Pleurothallis ruscifolia Narben vorkommen von zweizelligen Drüsenhaaren, die in einem Grübchen befestigt waren. Diese Grübchen könnten vielleicht an der citirten Stelle mit Lücken in der Epidermis verwechselt worden sein. Darüber Gewissheit zu erlangen war mir nicht möglich, da mir weder die citirte Arbeit von Meyen, noch die Pflanze zugänglich war. —

Wo nun aber wirklich Stomata vorkommen, sind sie doch nicht über alle Theile der Pflanze gleich verbreitet, sondern meist beschränkt auf die in der atmosphärischen Luft befindlichen Theile derselben, und von diesen wieder finden sie sich namentlich auf den flächenförmig ausgebreiteten, den Blättern und den sie ersetzenden Gebilden, den Phyllodien und Phyllocladien. Unterirdischen Pflanzentheilen fehlen sie meist, mit Ausnahme einzelner unterirdischen Stengelgebilde, z. B, der unterirdischen, knollentragenden Zweige der Kartoffel, bei denen nach Czech auf die relativ grosse Fläche von mehr als 5 □mm. nur 1 Stoma kommt. Auch untergetauchten Pflanzentheilen, Blättern und Stengeln, z. B. den untergetauchten Theilen von Ranunculus aquatilis, fehlen sie im Allgemeinen, während der über dem Wasser befindliche Theil derselben Pflanzen mit Spaltöffnungen versehen ist.

Ausser auf den Laubblättern, die, wie bemerkt, hauptsächlich die Träger der Spaltöffnungen sind, komme dieselben aber auch noch auf anderen Theilen der Pflanze, namentlich anderen Blattgebilden, den Keimblättern, den Hochblättern und den Blättern der verschiedenen Blüthenkreise vor, und auch der Stengel ist in sehr vielen Fällen mit ihnen versehen. Den Wurzelgebilden fehlen dagegen die Stomata stets, denn auch das von Schleiden (Grundz., 2. Aufl. I. pg. 271.) angegebene Vorkommen von Spaltöffnungen an den Luftwurzeln tropischer Orchideen und Aroideen wird von Unger, (Grundl. pg. 71.) entschieden in Abrede gestellt.

Dass sie nur auf die grünen Theile beschränkt seien, ist ebenfalls nicht durchgängig der Fall, und schon Humboldt kannte Ende des vorigen Jahrhunderts, wie nach Rudolphi aus seiner Einleitung zu der 1797 erschienenen Schrift von Jngenhouss über die Ernährung der Pflanzen hervorgeht, Ausnahmen hiervon. Er erwähnt, dass die weissgelben Ränder der Agave americana, sowie die violetten Flecken (?) der Orchis maculata völlig ausgebildete Stomata haben Rudolphi selbst in seiner Anatomie der Pflanzen vom Jahre 1807 führt eine ganze Reihe von Pflanzen an, deren Stengel, Blätter und Blüthentheile, wiewohl nicht grün, Stomata tragen, und erwähnt auch, dass dies bei den etiolirten Pflanzentheilen der Fall sei.

Nach diesen Vorausschickungen, die ich der besseren Uebersichtlichkeit halber zu machen genöthigt war, will ich

für das Gesagte einige Belege beibringen, die wenn nichts Anderes bemerkt ist, dem reichlichen und werthvollen, von Rudolphi gesammelten Material entnommen sind.

Was zunächst die Keimblätter anbetrifft, ist zu bemerken, dass diese, wenn sie die Samenhaut und die Erde nicht verlassen, z. B. bei Gräsern, Juglandeen und Hippocastaneen, keine, im anderen Falle fast immer, entweder auf einer oder auf beiden Seiten Stomata haben.

Von den der Blüthe angehörigen Kreisen hat der äussere, Kelch oder Perigon, meist Spaltöffnungen. Letzterem fehlen sie anscheinend nur bei Allium. Der Blumenkrone dagegen fehlen sie meist, namentlich bei zarten Blüthen, nach Rudolphi's Angaben bei „Syngenesisten, Papilionaceen und Cruciferen." Ebenso fehlen sie den Staubblättern fast immer. Beobachtet sind sie von ihm nur bei Lilium bulbiferum, und zwar stets an den Antheren, nie an den Filamenten. Der Fruchtknoten, bezüglich die Frucht, zeigt sie oft, so z. B. bei Lilium bulbiferum, (auch am Griffel, wie nach Kroker bei Passiflora,) Nigella Damascena, Iris halophila, Tulipa, Datura, Linaria, Umbelliferen; auch bei Fritillaria imperialis fand ich sie. Immer aber sind sie nur vorhanden bei Trockenfrüchten, nie bei saftigen, beerenartigen und Steinfrüchten. Ist die Frucht mit Spaltöffnungen versehen, so ist es auch bisweilen der Same, so nach Czech und Hartig bei Tulipa.

Der krautige und fleischige Stengel besitzt meist Stomata, namentlich wenn er die Stelle der fehlenden Blätter vertritt, oder wenn diese wenig ausgebildet sind, (Cacteen, gewisse Euphorbiaceen, Salsola, Salicornia), während holzige Stengelgebilde sie nur selten und auch dann nur in geringer Anzahl haben. Gar nicht vorhanden sind sie z. B. nach Rudolphi an der grünen Rinde der jüngsten Zweige von Sambucus nigra, Rubus Idaeus, Ribes, Pyrus malus und communis, nach Czech an denen von Negundo fraxinifolia, nach Morren bei Cerasus Mahaleb; in geringer Zahl fand derselbe sie bei Prunus armeniaca, (2 Stomata pro □mm.) Amygdalus persica L. (18), Prunus domestica Claudiana Pers. (7), Rosa damascena (36), Carpinus betulus (1).

In Bezug auf das Vorkommen der Stomata auf den verschiedenen blattartigen Organen habe ich noch zu erwähnen, dass sich hierin die beiden Seiten des Blattes sehr verschieden verhalten. In den meisten Fällen trägt nur eine Seite des Blattes, gewöhnlich die Unterseite Stomata, oder dieselben sind wenigstens auf dieser meist in grösserer Anzahl vorhanden. Nur wenn beide Seiten des Blattes völlig gleich gebildet sind, z. B. bei Iris und nach Schacht bei Viscum album, ist die Anzahl der Stomata auf beiden Seiten auch gleich. Bei letzterer Pflanze beobachtete Czech

auf beiden Seiten des Blattes pro 10 [] mm. 3 Stomata.

Für die verschiedenen Blattgebilde will ich das soeben allgemein Angegebene noch etwas weiter ausführen.

Bei den Keimblättern hat meist die Unterseite Stomata, seltener beide Seiten, und die Oberseite allein nur dann, wenn, wie bei den Abietineen, die Keimblätter erst aus der Samenhaut heraustreten, nachdem sie das an ihrer Aussenseite, die jetzt Unterseite wird, gelegene Albumen resorbirt haben.

Von den Laubblättern haben die der meisten Monocotyledonen und einer Anzahl krautiger Dicotyledonen, (z. B. Glaux, Drosera, Plantago, Bryonia, Convolvulus, Astrantia), sowie von Cryptogamen Osmunda, Lunaria, Lycopodium clavatum (Rudolphi) und alpinum, (Kroker), auf beiden Blattflächen, die schwimmenden Blätter der Wasserpflanzen, (Nymphaea, Hydrocharis u. s. w.), nur auf der Oberseite Stomata, weitaus die meisten der untersuchten Pflanzen dagegen haben sie nur auf der Unterseite.

Das Perigon hat sie meist beiderseits, (Lilium, Tulipa.) Nur auf der äusseren Fläche desselben sind sie vorhanden bei Ornithogalum und den untersuchten Ranunculaceen, (z. B. Aquilegia, Delphinium).

Der Kelch hat Stomata, wenn er abstehend ist, auf beiden Seiten, (Viola), wenn angedrückt, nur auf der äusseren Seite.

Die Blumenkrone, die überhaupt nur selten mit Spaltöffnungen versehen ist, hat sie dann gewöhnlich nur auf der Aussenseite, auf beiden Seiten nach Rudolphi bei Dictamnus albus, auf der Innenseite allein bei Epilobium angustifolium.

Schliesslich bleibt mir noch Einiges hinzuzufügen über die Anordnung und Zahl der Spaltöffnungen auf einzelnen Pflanzentheilen, namentlich den Blättern.

Bei den Dicotylen und Farnkräutern erscheinen die Spaltöffnungen meist einzeln und unregelmässig zerstreut über die Epidermis, doch so, dass die grösseren Nerven davon frei bleiben. Bei einigen jedoch, (Nerium Oleander, Saxifraga sarmentosa,) liegen sie nicht einzeln, sondern gruppenweise beisammen und ebenso nach Unger (Grundl. 1866.) bei Begonia manicata, bei welch letzterer sie paarweise gruppirt sind. Die Richtung ihrer Längsaxe lässt bei der erwähnten zerstreuten Lage der Spaltöffnungen keine Gesetzmässigkeit auf die Längserstreckung des Blattes erkennen. Anders bei den parallelnervigen Blättern der Monocotyledonen und Abietineen, bei denen die Längsaxen der Spaltöffnungen unter sich und der Längsrichtung der Epidermiszellen, sowie dem Nervenverlaufe parallel sind. Die Epidermiszellen bilden hier Längsreihen, und nur in einigen dieser Reihen sind Spaltöffnungen zwischen zwei auf-

einandertolgende Zellen der Reihe eingeschoben, während sie anderen Zellreihen fehlen.

Die Zahl der Stomata auf gleichen Flächenräumen ist bei verschiedenen Pflanzen verschieden, sie ist auch verschieden auf verschiedenen Organen ein und derselben Pflanze, ja auch auf verschiedenen Theilen ein und desselben Organes einer Pflanze, so namentlich auf den beiden Seiten eines Blattes und auch auf der Spitze, Mitte und am Grunde desselben. Sie beträgt z. B. nach Morren bei

Prunus armeniaca L.	Blattoberseite	0 pro [] mm.
	Unterseite	62 „ „
	grüne Rinde der Zweige	2 „ „

Selbstverständlich sind diese Zahlen, die für eine grössere Reihe von Pflanzen in der neusten Zeit erst genau festgestellt sind, (Ed. Morren, détermination du nombre etc. 1864 und K. Czech über die Respirationsorgane etc. 1864), nur Mittelzahlen aus einer Reihe von Beobachtungen. (bei Morren bis 12), hervorgegangen. Die grösste Anzahl von Spaltöffnungen hatte von den untersuchten Pflanzen die Unterseite des Blattes von

Quercus robur 346 pro [] mm.
(Oberseite 0), „ „

nächstdem

Trifolium pratense 335 „ „ (Morren).
(Oberseite 207) „ „

Das Verhältniss der Spaltöffnungen der Oberseite und Unterseite zu einander ist bei den verschiedenen Pflanzen, wie die obigen Zahlen zeigen, sehr verschieden. Die Zahl selbst scheint nach Czech innerhalb derselben Gattung im Allgemeinen im Zusammenhange zu stehen mit dem feuchteren oder trockneren Standorte, den die Art liebt, und zwar so, dass die Arten derselben Gattung, die einen feuchteren Standort lieben, eine grössere Anzahl Stomata haben, als die im Trockenen wachsenden auf gleicher Fläche, eine Vermuthung, die er durch Zahlen belegt.

In allen hier angeführten Fällen waren immer die Spaltöffnungen der Oberseite in geringerer Zahl vorhanden, als die der Unterseite, oder sie fehlten auch gänzlich. Bei den Gräsern dagegen ist die Zahl der Spaltöffnungen der Oberseite meist grösser, als die der auf der Unterseite befindlichen, z. B.

Avena sativa	Unters. 27,	Obers. 40	pr. [] mm.
Secale cereale	Unters. 42,	Obers. 49	„ „
Triticum sativum	Unters. 32,	Obers. 47	„ „

Dasselbe ist auch bei einigen anderen Pflanzen der Fall, so nach Czech bei

Sedum acre	Unters. 14,	Obers. 21	„ „
Sedum album	Unters. 25,	Obers. 49	„ „

Es ist klar, dass alle diese Zahlenverhältnisse in einer gewissen Beziehung stehen müssen zu der Absorption und Exhalation von Gasen, die ja doch hauptsächlich durch die Stomata stattfindet. Noch aber sind diese Beziehungen nicht mit Sicherheit erkannt, weil gar zu verwickelte Verhältnisse, die die Untersuchung erschweren, mit in Betracht kommen. In Bezug auf die Transspiration nur, d. i. auf die Aushauchung von Wasserdämpfen hat Unger eine lange Reihe sorgfältiger Untersuchungen angestellt, die jedoch zu keinem andern Resultate führten, als dass er erkannte, dass der verschiedenen Anzahl der Spaltöffnungen der Ober- und Unterseite eines Blattes derselben Pflanze eine verschiedene Transspirationsgrösse entspreche, wie bereits früher behauptet worden, dass diese jedoch nicht proportional sei der Anzahl der Spaltöffnungen auf beiden Seiten.

So verhält sich z. B. bei

Atropa Belladonna	die Zahl der Spaltöffnungen Oberseite zu Unterseite	= 10: 55,
	die Transspiration	= 48: 60;
Nicotiana rustica	Spaltöffnungen	= 15: 20,
	Transspiration	= 57: 80;
Canua aethiopica	Spaltöffnungen	= 0: 25,
	Transspiration	= 5: 35;
Tilia europaea	Spaltöffnungen	= 0: 60,
	Transspiration	= 20: 49.

Mit der Angabe dieser Zahlen, auf die sich die Ungersche Behauptung stützt, schliesse ich diese kurzen Notizen über ein Problem, dessen Lösung schwerlich je vollständig gelingen dürfte, und zugleich auch die vorliegende Arbeit.